第 38 卷第 6 期
2018 年 3 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.38,No.6
Mar.,2018

DOI: 10.5846/stxb201703180460
种培芳, 刘晟彤, 姬江丽, 李毅.模拟 CO_2浓度升高和降雨量变化对红砂生物量分配及碳氮特征的影响.生态学报,2018,38(6):2065-2073.
Chong P F, Liu S T,Ji J L, Li Y.Influence of elevated CO_2 and precipitation regimes on biomass allocation and carbon and nitrogen content characteristics of *Reaumuria soongorica*.Acta Ecologica Sinica,2018,38(6):2065-2073.

模拟 CO_2 浓度升高和降雨量变化对红砂生物量分配及碳氮特征的影响

种培芳, 刘晟彤, 姬江丽, 李 毅*
甘肃农业大学林学院, 兰州 730070

摘要:以荒漠优势植物红砂 2 年生苗木为试材,采用盆栽试验和开顶式 CO_2 控制气室模拟 CO_2 浓度变化(350μmol/mol 和 700μmol/mol)研究了红砂生物量分配及碳氮特征对降水变化减少 30%、减少 15%、自然降水、增加 15% 和增加 30%(-30%、-15%、0、15%、30%)的响应。结果表明:(1)CO_2浓度上升显著性的促进红砂地上茎叶和地下的根生物量,降雨量增加或减少也显著性的促进或抑制了这一作用;CO_2倍增时,红砂的地上生物量在降水增加 30%时平均增加了 61.28%($P<0.05$),而根生物量在降水增加或减少 30%时均分别增加了 84%(30%)和 3.21%(-30%),这种响应导致红砂根冠比在降水减少时大于降雨量增加时,CO_2倍增显著地抑制了这一作用。(2)CO_2浓度上升显著性地促进了红砂根、茎、叶中的碳含量,显著性地抑制了红砂根、茎、叶中氮含量,降雨量增加或减少也显著性的促进或抑制了这一作用;这种响应导致红砂根、茎、叶的 C/N 在降雨减少 30%时增加 80.22%(根)、103.02%(茎)和 199.88%(叶)($P<0.05$),在降雨增加 30%时增加 24.99%(根)、30.27%(茎 0)和 104.45%(叶)($P<0.05$),CO_2浓度倍增显著性地促进了这一作用。(3)以上结果表明,未来全球 CO_2浓度升高时,在降雨量增加地区红砂因充足的碳源和水分而得以恢复;在降雨减少的地区,CO_2的升高对降雨减少造成的干旱胁迫有一定的补偿作用,红砂则以较高的根冠比来维持其在荒漠生态系统中地位。
关键词:CO_2浓度升高;降雨量变化;生物量分配;碳氮比;红砂

Influence of elevated CO_2 and precipitation regimes on biomass allocation and carbon and nitrogen content characteristics of *Reaumuria soongorica*

CHONG Peifang, LIU Shengtong, JI Jiangli, LI Yi*
College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, *China*

Abstract: Atmospheric CO_2 concentrations are predicted to increase from approximately 350μmol/mol today to over 700μmol/mol in the late 21th century. In the future, elevated CO_2 levels are likely to have profound effects on precipitation. This change would seriously affect the desert ecosystem, above- and belowground biomass, and carbon and nitrogen allocations of desert plants, leading to changes in ecosystem structure and function. Although many studies have examined the effects of precipitation and CO_2, the interactions between changing precipitation and CO_2 on desert plants have attracted little attention to date. A pot experiment was conducted to study the interaction of elevated CO_2 concentration and changing precipitation with biomass allocation, and carbon and nitrogen content characteristics in roots, stem, and leaf of *Reaumuria soongorica*, a dominant species of the desert steppe in the arid region of China, in order to assess the possible effect of global climate change on desert ecosystems. The main plot included two CO_2 concentrations (350 and 700μmol/mol) and five precipitation conditions(natural precipitationas control [0], precipitation minus 30% [-30%], precipitation minus

基金项目:国家自然科学基金项目(41461044,31360205);甘肃省自然科学基金项目(1606RJZA023);甘肃省高等学校科研项目(2016A-029)
收稿日期:2017-03-18; **网络出版日期:**2017-12-19
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: liyi@ gsau.edu.cn

15% [−15%], precipitation plus 15% [15%], precipitation plus 30% [30%]). The results showed that: (1) above- and belowground biomass of *R. soongorica* were increased significantly with elevated CO_2, and this effect was promoted or inhibited when precipitation increased or decreased, respectively; When the CO_2 concentration was increased from 350 to 700μmol/mol, the aboveground biomass increased by 61.28% with precipitation plus 30% ($P<0.05$), whereas root biomass was increased by an average 84% with precipitation 30%, and 3.21% with precipitation −30%, respectively ($P<0.05$); Therefore, the root/shoot ratio (R/S) of *R. soongorica* with precipitation plus was greater than that with precipitation minus, and this effect was significantly inhibited by elevated CO_2 ($P<0.05$). (2) Elevated CO_2 significantly increased the carbon content in the root, stem, and leaf of *R. soongorica*, and significantly decreased nitrogen content in those organs; this effect was promoted or inhibited with precipitation plus or minus. The C/N ratio of the root, stem, and leaf of *R. soongorica* increased by 80.22% (root), 103.02% (stem) and 199.88% (leaf) with precipitation 30% ($P<0.05$), whereas, the C/N ratio of those organs increased by 24.99% (root), 30.27% (stem), and 104.45% (leaf) ($P<0.05$) with precipitation −30%, and elevated CO_2 significantly promoted the effect ($P<0.05$). (3) These results suggested that, under future conditions of elevated CO_2, *R. soongorica* would be restored due to sufficient carbon and water resources in the area where precipitationis increased; Whereas, in areas where precipitation is decreased, *R. soongorica* would retain its dominant position for the high root/shoot ratio, because there would be compensation of elevated CO_2 to drought stress.

Key Words: elevated CO_2 concentration; precipitation; biomass allocation; C/N ratio; *Reaumuria soongorica*

近半个世纪来,随着工业的发展,大气 CO_2不断浓度上升。预计到本世纪中叶达到 550μmol/mol,到本世纪末将将超过 730μmol/mol[1-2]。大气 CO_2的这种不正常升高引起的以气候变暖为标志的全球气候变化可能导致中国干旱、半干旱区降雨量发生改变[3-5]。陆生植物为了适应这些变化,在生长发育、生物量以及碳氮元素在各器官中的分配等方面发生着改变[6-10]。CO_2浓度升高和降水的变化对陆地生态系统碳贮量和碳通量产生影响,同时碳贮量和碳通量又受氮循环的密切调控[11]。陆地生态系统中的氮主要通过影响植物的光合作用、有机碳的分解以及同化产物在植物器官中的分配和生态系统对气候变化的响应等影响碳循环过程[12]。大气中 CO_2浓度升高常常提高植物的水分利用效率,并改变体内碳素与氮素的分配模式[13]。CO_2浓度升高和干旱胁迫会增加植物对地下部的碳素投资比例,二者的交互作用使植株根冠比增加更为明显[14];而植株对生物量分配则受体内氮素和非结构性碳水化合物含量的共同控制[15]。在干旱条件下,碳水化合物在根系中长期积累进一步抑制对氮素的吸收能力,导致体内氮含量降低,限制 CO_2的气肥作用,减少植物氮利用率,限制植物生长[16]。而 CO_2浓度升高和降雨量增加会直接促进植物的光合作用,提高、固定碳量的增加,相应的促进了植物对养分的吸收,特别是氮,进而影响植物的 C/N[17-19]。未来全球气候变化条件下,CO_2升高和降雨的变化会协同出现,对植物也会产生耦合影响,但目前就 CO_2浓度升高在不同水分条件对植物的影响作用结果并不完全一致[20-21]。造成这种结果的差异是由于不同的物种、发育阶段以及不同环境因子导致的。

在荒漠生态系统,CO_2对植被的影响一般会受到主要限制因子水分的调控,所以降雨量变化和 CO_2浓度升高的交互作用对植物生物量及碳氮分配的影响更为重要。红砂(*Reaumuria soongorica*)是荒漠地区优势种植物之一,具有耐瘠薄、适应性广、集沙能力强等特点,对荒漠地区的生态保护具有重要作用[22]。但因其长期生长在条件严酷,人类活动频繁的环境中,致使分布面积缩小,种群数量减少,严重影响了荒漠生态系统的稳定性。虽然,前人逐渐认识到红砂研究的重要性,在红砂叶片、根系、生物量分配以及碳氮分配等方面已做了部分的研究[23-27],但在未来荒漠生态系统对大气 CO_2浓度升高响应的敏感度很大程度上依赖于降水量多少的形势下[28],红砂如何应对这种变化还未得知。为此,本论文以两年生红砂为研究对象,在其生长季节内通过人工控制 CO_2浓度和降水量来开展模拟试验,旨在探讨高浓度 CO_2对红砂生物量分配及碳氮分配特征响应不同降雨量的调节作用,以期为我国干旱、半干旱地区降雨量变化环境条件下,红砂生长对大气 CO_2浓度升高的响

应积累资料。

1　材料与方法

1.1　试验材料和设计

1.1.1　试验材料

本实验于 2015 年 4 月—11 月在甘肃农业大学校内实验基地进行。以前期红砂种质资源研究所培育好的同一批民勤种源 2 年生实生苗为试验材料。4 月底,从苗圃选取生长一致的幼苗移栽到 30cm×60cm,高 50cm 的种植盒内培育,每盒栽种 8 株。盒内实验用土均取自种源地民勤红砂灌木林下 0—20cm 土壤。种植盒底部有排水孔,并在排水孔下套塑料袋,以防止水泄露。待缓苗 1 个月后于 5 月初开始进行 CO_2 熏气和降水处理。选择民勤种源红砂作为研究材料的主要原因有:(1)民勤是红砂自然集中分布区。(2)应对全球气候变暖该区降水格局发生了明显变化。因此可在此降水的基础上,合理的设计不同降水处理。

1.1.2　试验设计

实验设对照(现在的大气 CO_2 浓度,345—355μmol/mol)和 690—7105μmol/mol 2 个 CO_2 浓度水平,每个浓度水平 3 个重复,共设 6 个开顶式 CO_2 控制气室。气室面积 1.5m×2.5m,高 1.5m。以液体钢瓶 CO_2 为气源,CO_2 自动控制系统 24h 不间断进行控和监测气室 CO_2 浓度。气室内光源为自然光,温度通过顶部气体流通和气室侧面换气扇控制在外界温度±1.5℃,气室内温、湿度用干湿温度计进行测定。在每个 CO_2 浓度水平下根据选取红砂民勤种源生长季(5—9 月)每月平均降水(1961—2008 年近 50 年这几个月的月平均值降水量为基准)设置降水。根据民勤荒漠区气象资料显示 1961—2008 年的年平均降水主要集中在 5—9 月份,这几个月的总降水量为 95.5mm,月均降水量为 19.5mm,占年降水量的 86.08%;资料还显示,该区多年平均降水量为 116.7mm,降水量较高的年份多为 154.2mm 左右,比多年平均水平高出约 30%,降水量最低为 81.5mm,比多年平均水平低 30%,因而设定试验期间降水量增减 30%的处理,并在中间设置增减 15%处理的两个梯度[29],这样降水控制试验设置 5 个梯度:降水量减少 30%(-30%)、减少 15%(-15%)、对照(0)、增加 15%(15%)和增加 30%(30%),对照是指以民勤荒漠区近 50 年红砂生长旺盛期(5—9 月)每月的降水量为基准对照,换算为各处理每月的总灌水量,分 10 次施入(每 3d 一次),雨天及时扣上罩子防雨。每个气室内每个水分处理 3 个重复。月平均降水量及各水分处理每次灌水量见表 1。

表 1　1961—2008 年(近 50 年)月平均值降水量及每次灌水量

Table 1　Average monthly precipitation during 1961—2008 (nearly 50 years) and the irrigation amount every time

月份 Month	降水量 Precipitation/mm	灌水量 Irrigation amount/mL				
		-30%	-15%	0	15%	30%
5	11.20	9.41	11.42	13.44	15.46	17.47
6	15.00	12.60	15.30	18.00	20.70	23.40
7	23.00	19.32	23.46	27.60	31.74	35.88
8	28.10	23.60	28.66	33.72	38.78	43.84
9	18.20	15.29	18.56	21.84	25.12	2.84

1.2　测定指标与方法

于 10 月中旬在每个处理下选 3 盆红砂,每盆选 2 株具有代表性植株进行破坏性取样,先从茎基部截断,对地上部分分为叶和茎,取样过程中采用根系追踪法和过筛把每层根系全部取出,放置在湿纱布中以保持其活性,分别称量鲜重后置入 105℃烘箱中杀青 10min,然后在 80℃下烘干至恒重,再称量各部分干重,进一步计算总生物量。根、茎、叶有机碳含量用重铬酸钾氧化外加热法测定,根、茎、叶全氮采用凯氏定氮仪(浙江托普仪器有限公司 KDN 系列)测定。根据测定结果计算红砂各个器官的 C/N。

1.3　数据分析

基本数据分析和绘图采用 Microsoft Excel 2010,采用 SPSS 17.0 软件进行单因素方差分析(one-way

ANOVA),显著性检验采用 LSD 法;用一般线性模型对降雨量和 CO_2浓度的主效应以及交互效应进行双因素方差分析。

2 结果分析

2.1 CO_2升高和降雨量变化对红砂生物量及其分配的影响

双因素方差分析结果(表 2)显示,CO_2浓度升高、降水量变化及二者的交互作用对红砂茎叶生物量、和根系生物量均有显著影响($P<0.05$),降水量变化对根冠比有显著影响($P<0.05$),CO_2浓度及与降雨量的交互作用对根冠比无显著影响($P>0.05$)。如图 1 所示,CO_2浓度倍增(700μmol/mol)显著性地促进了红砂茎叶生物量,降雨量增加或减少也显著性的促进或抑制了红砂茎叶生物量的增加,5 种降雨条件下(-30%、-15%、0、15%、30%)分别比自然 CO_2浓度下的增加 44.81%、17.92%、42.14%、64.82%和 74.32%($P>0.05$)。CO_2浓度倍增可以显著提高红砂的根系生物量,降雨量增加或减少也显著性的促进或抑制了红砂根生物量的增加,5 种降雨条件下(-30%、-15%、0、15%、30%)分别比自然 CO_2浓度下的增加 22.98%、17.82%、21.15%、39.74%和 31.60%。CO_2浓度倍增显著降低了红砂的根冠比,降雨量增加或减少也显著性的促进或抑制了红砂的根冠比,5 种降雨条件下(-30%、-15%、0、15%、30%)分别比自然 CO_2浓度下的降低了 4.57%、16.88%、14.77%、15.22%和 24.51%。

表 2 CO_2浓度升高及降水变化对红砂茎叶生物量、根生物量和根冠比影响的双因素方差分析结果(F 值)

Table 2 Resaults (F-valuer) based on Two-way ANOVA of the effects of elevated CO_2 concentration and changing precipitation on stem and leaf biomass, root biomass and Root/Shoot ratio of *R. soongorica*

变量 Source of variation	茎叶生物量 Stem and leaf biomass	根生物量 Root biomass	根冠比 Root/shoot ratio
CO_2	131.341***	10.850***	20.415
降雨量 Precipitation	62.705***	21.335***	104.584**
CO_2×降雨量 CO_2×Precipitation	6.411*	2.308*	

* 表示在 0.05 水平影响显著; ** 表示在 0.01 水平影响显著; *** 表示在 0.001 水平影响显著

2.2 CO_2升高和降雨量变化对红砂根、茎、叶中碳氮含量特征的影响

双因素方差分析结果(表 3)显示,CO_2浓度升高、降水量变化及二者的交互作用对红砂根、茎、叶碳含量均有显著影响($P<0.05$)。如图 2 所示,CO_2浓度倍增(700μmol/mol)显著性地促进了红砂根、茎、叶的碳含量,降雨量增加或减少也显著性的促进或抑制了红砂根茎叶的碳含量,5 种降雨条件下(-30%、-15%、0、15%、30%)根碳含量分别比自然 CO_2浓度下的增加了 62.99%、38.63%、14.19%、11.53%和 12.91%;茎碳含量分别增加 45.82%、34.04%、32.12%、22.51% 和 18.55%;叶碳含量分别增加 61.65%、39.96%、35.33%、32.85% 和 30.48%。可以看出,CO_2倍增对红砂根、茎、叶中的碳含量积累作用在降雨量减少时大于降雨量增加时。

表 3 CO_2浓度升高及降水变化对红砂根、茎、叶中碳氮含量特征影响的双因素方差分析结果(F 值)

Table 3 Resaults (F-valuer) based on Two-way ANOVA of the effects of elevated CO_2 concentration and changing precipitation on carbon and nitrogen content and C/N of root, stem and leaf in *R. soongorica*

变量 Source of variation	碳含量 Carbon content			氮含量 Nitrogen content			碳氮比 C/N Ratio		
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf
CO_2	26.134**	62.611***	128.570***	25.593	15.057**	56.614**	20.415***	92.265***	152.981***
降雨量 Precipitation	18.748**	24.924**	38.506***	4.277**	7.481**	9.249**	14.584	10.840*	81.202*
CO_2×降雨量 CO_2×Precipitation	6.411*	3.184*	9.603*	1.512*	2.154*	5.217*	0.568	2.347*	3.311*

* 表示在 0.05 水平影响显著; ** 表示在 0.01 水平影响显著; *** 表示在 0.001 水平影响显著

双因素方差分析结果(表 3)显示,CO_2浓度升高、降水量变化及二者的交互作用对红砂茎、叶氮含量均有

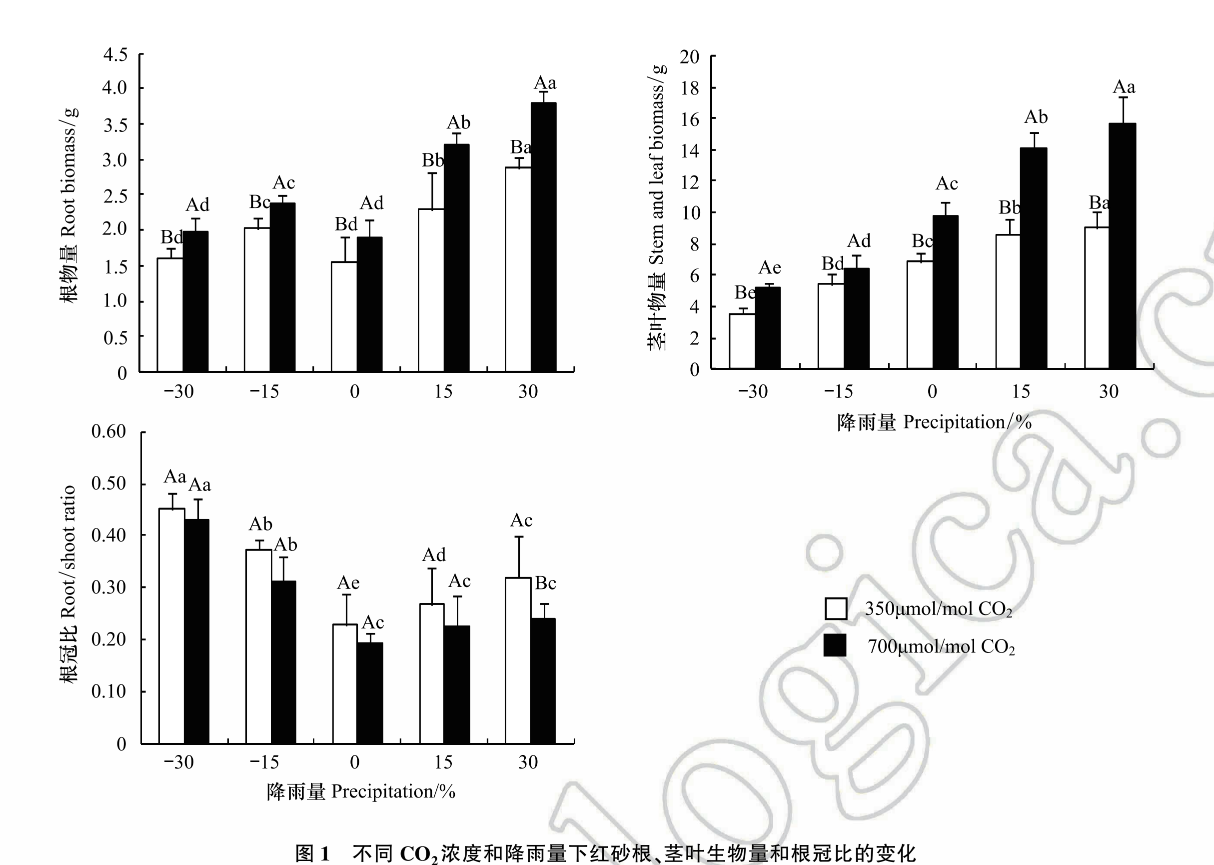


图 1　不同 CO_2浓度和降雨量下红砂根、茎叶生物量和根冠比的变化

Fig.1　Dynamics of root, stem and leaf biomass and Root/Shoot ratio of *R. soongorica* in different CO_2 concentration and precipitation

不同大写字母表示在相同的水分处理下，CO_2与对照间差异显著（$P<0.05$）；不同小写字母表示相同 CO_2浓度下不同降雨量间差异显著（$P<0.05$）

显著影响（$P<0.05$）；CO_2浓度升高对红砂根氮含量无显著影响（$P>0.05$），降水量变化及与 CO_2的交互作用对红砂根氮含量均有显著影响（$P<0.05$）。如图 2 所示，CO_2浓度倍增（700μmol/mol）可显著性地降低红砂根、茎、叶的氮含量，降雨量增加或减少也显著性的促进或抑制了红砂根、茎、叶的氮含量，5 种降雨条件下（−30%、−15%、0、15%、30%）根碳含量分别比自然 CO_2浓度下的降低了 9.56%、11.7%、10.89%、12.11%和12.65%，茎碳含量分别降低了 28.17%、23.32%、12.22%、10.17%和 14.01%，叶碳含量分别降低 46.09%、41.94%、39.41%、37.92%和36.18%。可以看出 CO_2浓度倍增使红砂叶片中氮的含量下降幅度显著大于茎和根系的。

双因素方差分析结果（表 3）显示，CO_2浓度升高、降水量变化及二者的交互作用对红砂茎、叶碳氮比均有显著影响（$P<0.05$）；CO_2浓度升高对红砂根碳氮比影响显著（$P<0.05$），但降水量变化及与 CO_2的交互作用对红砂根碳氮比无显著影响（$P<0.05$）。如图 2 所示，CO_2浓度倍增（700μmol/mol）可显著性促进红砂根、茎、叶的氮碳比，降雨量增加或减少也显著性的促进或抑制了红砂根、茎、叶的氮碳比，5 种降雨条件下（−30%、−15%、0、15%、30%）根的碳氮比分别比自然 CO_2浓度下的增加了 80.22%、57.03%、28.16%、26.89%和 29.27%，茎碳氮比分别增加103.02%、74.82%、50.52%、36.38%和 37.87%，叶碳氮比分别增加 199.88%、141.08%、123.34%、113.94%和104.45%。可以看出，CO_2浓度倍增因使红砂叶片中氮的含量下降幅度显著大于茎和根系的，导致其碳氮增加幅度显著大于茎和根的；同时，CO_2增加使红砂根茎叶的碳氮比增幅在降雨量减少时大于降雨量增加时。

3　讨论

3.1　红砂生物量分配策略对 CO_2浓度升高及降雨量的响应

平衡生长理论认为，受限的资源会影响植物向各器官生物量的分配，而植物则可以通过生物量分配调节

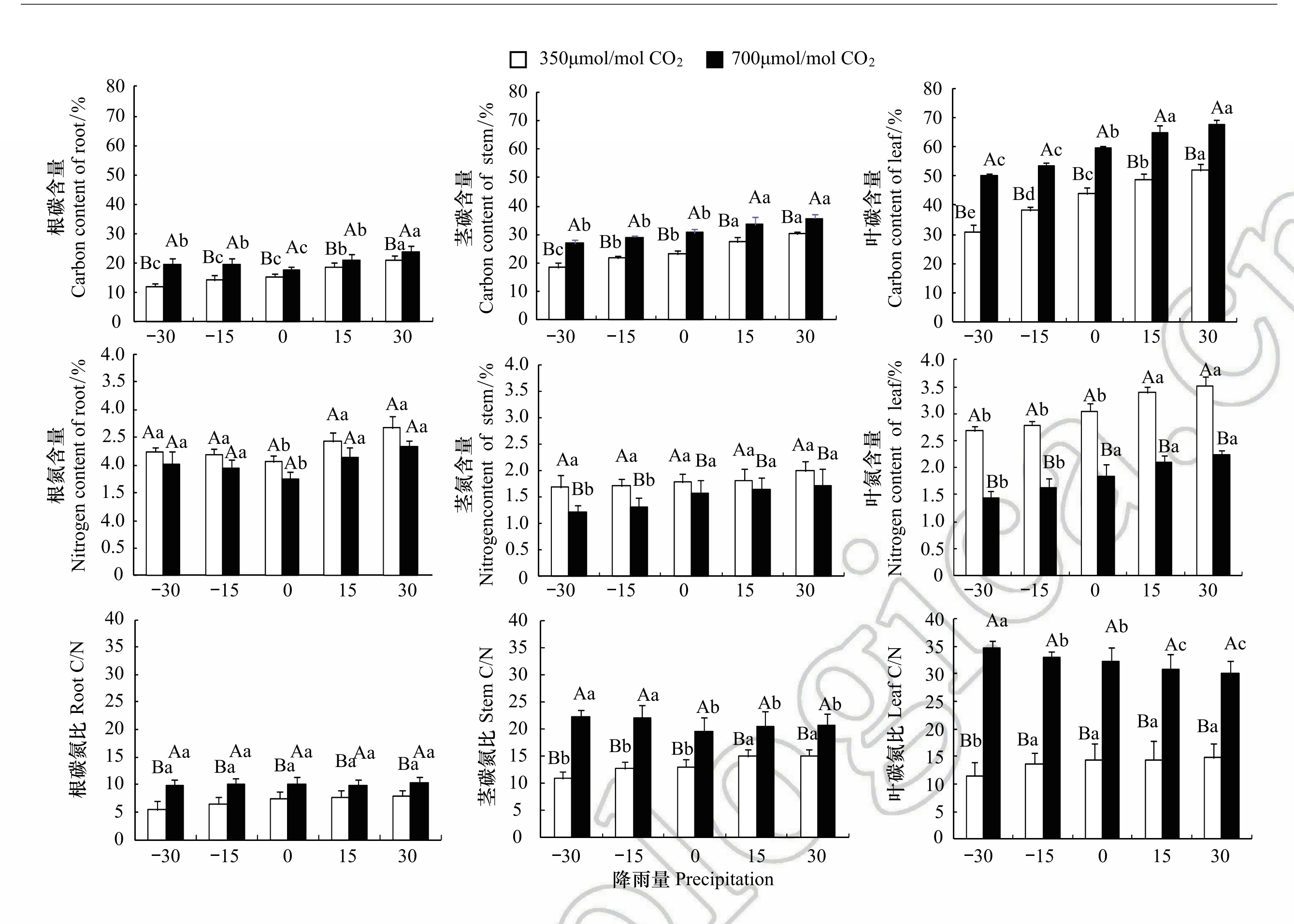


图 2 不同 CO_2 浓度和降雨量下红砂根、茎和叶的碳、氮含量及碳氮比变化

Fig.2 Dynamics of carbon content, nitrogen content and C/N of root, stem and leaf in *R. soongorica* at different CO_2 concentration and precipitation

来响应外界环境条件,从而维持其最优的生长模式[30]。CO_2 和水分是影响植物生长发育的主要因素,它们相互作用共同影响植物的光合作用,进而影响植物生物量的分配[31]。高素华等[6]通过研究荒漠生态系统的优势植物认为,CO_2 浓度升高有利于荒漠植物根、茎、叶生物量的增加,但不同植物对 CO_2 浓度升高和水分胁迫的敏感程度不尽相同。已有研究表明,降雨增加将显著促进植物的生长,进而促进生物量的增加[32]。本研究发现,红砂地上生物量随降雨量从 30%到-30%减少而减小,根系生物量则在降雨量增加和减少时都增加。这是因为水分确实是限制荒漠植物生长发育的关键因素,降雨量的增加会促进植被生产力,而降雨量的减少则会产生相反的作用[33]。降雨量的减少对以自然降雨为主的荒漠植物红砂地上生物量多少起着主要的调节作用。但红砂地下生物对降雨量变化的响应则表明当生境中可利用的水资源变化时,其在地下生物量分配上存在可塑性,尤其降雨量减少可利用水分减少时,红砂会将更多的生物量分配给地下器官,以达到最优生长[34]。研究表明,植物对 CO_2 浓度的响应往往受水分因素的影响,一定范围内 CO_2 浓度升高对植物具有重要的施肥作用,同时能够减缓干旱胁迫对植物的影响[14]。本研究中,CO_2 浓度增加对红砂任何降雨量下的地上和地下生物量均具有显著的施肥效应,但地上和地下生物量在降雨量增多时的增幅大于降雨量减少时的增幅,说明红砂生物量对 CO_2 的响应存在水分差异,降雨增多比降雨减少响应更为积极。

根冠比(R/S)被广泛应用于生物量分配特征的研究,成为了许多陆地生态系统碳循环模型的重要参数[35]。许多研究认为,荒漠植物根冠比随干旱胁迫程度的增加而增加[36]。本研究发现,降雨量比自然降水减少时,红砂根冠比增加,说明降雨量的减少引起的干旱胁迫导致植物把大量的生物量投入到根系,保证了干旱环境下植物的生存,也体现了荒漠植物红砂植物对干旱环境的适应能力[26];降雨量比自然降水增加时,红

砂根冠比也显著增加,但上升幅度远不如降雨量减少时,说明降雨增多,水分便向更深的土层中渗透,红砂投入更多生物量向地下器官,以利用深层的地下水而保持其最优生长模式[26,37]。但目前对于高浓度 CO_2 是否会增加植物根冠比有不同的观念,Norby 等[38]认为,CO_2 增加时为维持对地下资源的吸收,植物增加向地下部分生物量的分配从而使根冠比提高。而 Princhard 和 Rogers[39]则认为 CO_2 浓度升高没有改变植物的根冠比。本研究结果发现,CO_2 浓度增加导致红砂根冠比降低。这是可能因为,CO_2 浓度升高增加了红砂碳同化物的积累,使得碳水化合物向地上和地下迁移增加导致茎叶和根系生物量都显著增多,但红砂茎叶生长对 CO_2 的响应比根系积极(地上生物量增幅 48.8%大于地下生物量增幅 26.7%),导致 CO_2 浓度升高对茎叶生物量分配的刺激作用显著高于对根系生物量的分配。

3.2　红砂碳氮特征对 CO_2 浓度升高及降雨量的响应

全球气候变化导致植物在生理生态、碳氮循环以及形态结构等方面发生着改变,而碳氮营养及其分配对环境变化的调节作用是其中最重要的变化之一[40]。高浓度 CO_2 导致植物主要器官对碳、氮化合物分配发生不同程度变化[41]。本研究发现,CO_2 浓度倍增时红砂根、茎、叶的碳含量显著增加,氮含量显著降低,根、茎、叶碳氮比显著升高,降雨量增加导致茎叶中碳的积累大于根中碳的积累。这因为大气 CO_2 浓度升高,红砂生物量显著增加(图 1),导致产生了"稀释效应",即高浓度 CO_2 条件下植株碳积累和生物量的增长导致植株氮素利用效率提高[42],叶片中氮含量显著下降(平均下降 24.86%),C/N 显著升高,建立新的碳氮分配格局[43-44]。此外,本研究中 CO_2 倍增导致红砂根茎叶的碳、氮含量发生改变,碳向叶片中的分配增多(平均增幅 40.05%),向根系中的分配减少(平均增加 28.05%),氮向叶片中的分配减少(平均下降最多 24.81%),向根系中分配增多(平均减少 5.59%)。这是植物响应高 CO_2 时在不同器官中对碳、氮的重新分配的结果[45],即 CO_2 升高,植物光合速率增加,植物光合作用产生的糖、淀粉等非结构性碳水化合物含量增加,而这些物质的增加对组织中的氮素含量进行稀释[42],使得氮含量减少,但叶片中的碳水化合物增加较多,导致对氮素的稀释液较多,所以氮含量下降较多,因此叶片中的 C/N 增加也最多。

在干旱半干旱地区,水分亏缺是限制植物生长的关键因素。适当的干旱促进根冠比增加,使更多的碳分配给地下部分[14]。本研究结果发现,自然 CO_2 浓度下,降雨量减少造成的干旱胁迫使红砂根系含碳量显著降低;高 CO_2 浓度,降雨减少时红砂根系的含碳量却在比自然降水条件下的显著升高。这是因为 CO_2 浓度升高后,植物将提高输入到根部的碳量以满足其生长对营养物质需求的增加且不受干旱的影响[38]。干旱对根和根茎氮分配有着不同适应策略[46]。本研究中,红砂茎叶的氮含量随降雨量从 30%到-30%的减少而减小,根含氮量在降雨量从 0 到 30%时增加,CO_2 增加促进了根、茎、叶的氮含量显著降低,但却没有改变其随降雨变化而产生的变化趋势。这是因为,干旱增加氮素对根部的投资亦加大,在受到外界胁迫时,氮素往往最先分配给植物生长和生殖最需要的器官,即所谓的氮"库"[47],在降雨量减少时,红砂把大量的资源投入到根系,保证了干旱荒漠环境植株存活[26],而在降雨量增加时由于碳源和水分的充足供给而保证了红砂地上地下地生物量的等速生长[24]。同时,研究还发现,CO_2 倍增对于降雨量减少条件下红砂根茎叶的 C/N 的增肥效应大于降雨量增加时。这说明,未来 CO_2 浓度升高时,荒漠植物红砂碳氮在根茎叶中的分配与降雨量的多少有关,红砂根茎叶的 C/N 对降雨量减少的响应更加积极。

4　结论

研究植物生理生态过程对全球气候变化的响应在预测未来个体生长策略、群体组成结构与陆地生态系统物质循环中占据十分重要的地位。本研究中,CO_2 浓度升高显著提高了红砂生物量的积累和根、茎、叶中碳的含量,却显著降低根、茎、叶中氮的含量。降雨量增加或减少显著地促进或抑制了这一作用,但因碳、氮在根、茎、叶中分配的多少与降雨量的大小有显著关系而导致红砂根冠比在降雨量减少时大于降雨量增加时。所以,未来在降雨量增加的地区,红砂因充足的碳源和水分而得以恢复;而在降雨减少的地区,虽然降雨限值了红砂的生长,但 CO_2 的升高则对干旱胁迫造成的后果有一定的补偿作用,同时红砂也将充分发挥其抗旱特性,

以较高的根冠比来维持其在荒漠生态系统中地位。

参考文献(References):

[1] 蒋高明, 韩兴国, 林光辉. 大气 CO_2 浓度升高对植物的直接影响——国外十余年来模拟实验研究之主要手段及基本结论. 植物生态学报, 1997, 21(6): 489-502.

[2] 吴建国. 未来气候变化对 7 种荒漠植物分布的潜在影响. 干旱区地理, 2011, 34(1): 70-85.

[3] Ainsworth E A, Rogers A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO_2]: mechanisms and environmental interactions. Plant, Cell & Environment, 2007, 30(3): 258-270.

[4] 陈威霖, 江志红. 全球海气耦合模式对中国区域年代际气候变化预测能力的评估. 气候与环境研究, 2012, 17(1): 81-91.

[5] 王澄海, 李健, 李小兰, 许晓光. 近 50a 中国降水变化的准周期性特征及未来的变化趋势. 干旱区研究, 2012, 29(1): 1-10.

[6] 高素华, 郭建平. 毛乌素沙地优势种在高 CO_2 浓度条件下对土壤干旱胁迫的响应. 水土保持学报, 2002, 16(6): 116-118.

[7] 丁莉, 钟泽璞, 李世仪, 张崇浩, 白克智, 匡廷云. CO_2 倍增对紫花苜蓿碳、氮同化与分配的影响. 植物学报, 1996, 38(1): 83-86.

[8] 欧志英, 彭长连. 高浓度二氧化碳对植物影响的研究进展. 热带亚热带植物学报, 2003, 11(2): 190-196.

[9] 张腊梅, 刘新平, 赵学勇, 张铜会, 岳祥飞, 云建英. 科尔沁固定沙地植被特征对降雨变化的响应. 生态学报, 2014, 34(10): 2737-2745.

[10] 吴玉, 郑新军, 李彦, 唐立松. 荒漠草本植物在不同降雨模式下的光合响应和生物量分配策略. 生态学杂志, 2013, 32(10): 2583-2590.

[11] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? Biogeochemistry, 1991, 13(2): 87-115.

[12] 任书杰, 曹明奎, 陶波, 李克让. 陆地生态系统氮状态对碳循环的限制作用研究进展. 地理科学进展, 2006, 25(4): 58-67.

[13] Casson S, Gray J E. Influence of environmental factors on stomatal development. New Phytologist, 2008, 178(1): 9-23.

[14] 许振柱, 周广胜, 肖春旺, 王玉辉. CO_2 浓度倍增条件下土壤干旱对两种沙生灌木碳氮含量及其适应性的影响. 生态学报, 2004, 24(10): 2186-2191.

[15] Andrews M, Raven J A, Sprent J I. Environmental effects on dry matter partitioning between shoot and root of crop plants: relations with growth and shoot protein concentration. Annals of Applied Biology, 2001, 138(1): 57-68.

[16] Reich P B, Hungate B A, Luo Y Q. Carbon-nitrogen interactions in terrestrial ecosystems in response to rising atmospheric carbon dioxide. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2006, 37: 611-636.

[17] 林伟宏. 植物光合作用对大气 CO_2 浓度升高的反应. 生态学报, 1998, 18(5): 529-538.

[18] 尹飞虎, 李晓兰, 董云社, 谢宗铭, 高志建, 何帅, 刘长勇. 干旱半干旱区 CO_2 浓度升高对生态系统的影响及碳氮耦合研究进展. 地球科学进展, 2011, 26(2): 235-244.

[19] 张韫, 崔晓阳. 高浓度 CO_2 对红松幼苗及土壤碳氮特征的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2016, 40(1): 27-32.

[20] Atwell B J, Henery M L, Rogers G S, SeneweeraS P, TreadwellM, ConroyJ P. Canopy development and hydraulic function in *Eucalyptus tereticornis* grown in drought in CO_2-enriched atmospheres. Functional Plant Biology, 2007, 34(12): 1137-1149.

[21] Xu Z, Zhou G, Wang Y. Combined effects of elevated CO_2 and soil drought on carbon and nitrogen allocation of the desert shrub *Caragana intermedia*. Plant and Soil, 2007, 301(1/2): 87-97.

[22] 刘玉冰, 张腾国, 李新荣, 张丽静, 白瑛, 安黎哲, 王刚. 红砂(*Reaumuria soongorica*)忍耐极度干旱的保护机制: 叶片脱落和茎中蔗糖累积. 中国科学 C 辑生命科学, 2006, 36(4): 328-333.

[23] 董秋莲, 李毅, 单立山, 耿东梅. 张掖市龙首山红砂种群结构和分布格局研究. 水土保持通报, 2013, 33(4): 284-288.

[24] 杨昊天, 李新荣, 刘立超, 贾荣亮, 王增如, 李小军, 李刚. 荒漠草地 4 种灌木生物量分配特征. 中国沙漠, 2013, 33(5): 1340-1348.

[25] 耿东梅, 单立山, 李毅. 土壤水分胁迫对红砂幼苗细根形态和功能特征的影响. 水土保持通报, 2014, 34(6): 36-42.

[26] 单立山, 李毅, 段桂芳, 张正中, 张荣, 种培芳. 模拟降雨变化对两种荒漠植物幼苗生长及生物量分配的影响. 干旱区地理, 2016, 39(6): 1267-1274.

[27] 种培芳, 李航逸, 李毅. 荒漠植物红砂根系对干旱胁迫的生理响应. 草业学报, 2015, 24(1): 72-80.

[28] 任会利, 李萍, 申卫军, 任海, 杨帆. 荒漠生态系统对大气 CO_2 浓度升高响应的干湿年差异. 热带亚热带植物学报, 2006, 14(5): 389-396.

[29] 常兆丰, 韩福贵, 仲生年. 民勤荒漠区气候变化对全球变暖的响应. 中国沙漠, 2011, 31(2): 505-510.

[30] McConnaughay K D M, Coleman J S. Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. Ecology, 1999, 80(8): 2581-2593.

[31] Tissue D T, Lewis J D. Learning from the past: how low [CO_2] studies inform plant and ecosystem response to future climate change. New Phytologist, 2012, 194(1): 4-6.

[32] 刘正佳, 邵全琴, 王丝丝. 21 世纪以来青藏高寒草地的变化特征及其对气候的响应. 干旱区地理, 2015, 38(2): 275-282.

[33] Báez S, Collins S L, Pockman W T, Johnson J E, Small E E. Effects of experimental rainfall manipulations on Chihuahuan Desert grassland and shrub land plant communities. Oecologia, 2013, 172(4): 1117-1127.

[34] 张昌胜, 刘国彬, 薛萐, 冀智清, 张超. 干旱胁迫和 CO_2浓度升高条件下白羊草的光合特征. 应用生态学报, 2012, 23(11): 3009-3015.

[35] 朱春梧, 曾青, 朱建国, 谢祖彬, 黄文昭, 陈改苹, 陈春梅. 大气 CO_2浓度升高对水稻和稗草根系生长的影响. 生态与农村环境学报, 2006, 22(1): 1-4.

[36] 单立山, 张希明, 王有科, 王蕙, 闫海龙, 魏疆, 许浩. 水分条件对塔里木沙漠公路防护林植物幼苗生长及生物量分配的影响. 科学通报, 2008, 53(S2): 82-88.

[37] 王敏, 苏永中, 杨荣, 杨晓. 黑河中游荒漠草地地上和地下生物量的分配格局. 植物生态学报, 2013, 37(3): 209-219.

[38] Norby R J. Issues and perspectives for investigating root responses to elevated atmospheric carbondioxide. Plant and Soil, 1994, 165(1): 9-20.

[39] Pritchard S G, Rogers H H. Spatial and temporal deployment of crop roots in CO_2-enriched environments. New Phytologist, 2000, 147(1): 55-71.

[40] Hyvönen R, Ågren G I, Linder S, Persson T, Cotrufo M F, Ekblad A, Freeman M, Grelle A, Janssens I A, Jarvis P G, Kellomäki S, Lindroth A, Loustau D, Lundmark T, Norby R J, Oren R, Pilegaard K, Ryan M G, Sigurdsson B D, Strömgren M, Van Oijen M, Wallin G. The likely impact of elevated [CO_2], nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. New Phytologist, 2007, 173(2): 463-480.

[41] 宗毓铮. 大气二氧化碳浓度升高对玉米幼苗碳氮资源分配的影响[D]. 杨凌: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2013: 1-49.

[42] Yang L X, Huang J Y, Yang H J, Dong G C, Liu G, Zhu J G, Wang Y L. Seasonal changes in the effects of free-air CO_2 enrichment(FACE) on dry matter production and distribution of rice(*Oryza sativa* L.). Field Crops Research, 2006, 98(1): 12-19.

[43] 马红亮, 朱建国, 谢祖彬, 曾青, 刘钢. CO_2浓度升高对水稻生物量及 C、N 吸收分配的影响. 中国生态农业学报, 2005, 13(3): 38-41.

[44] 赵光影, 刘景双, 张雪萍, 王洋. CO_2浓度升高对三江平原湿地小叶章碳氮含量的影响. 水土保持通报, 2013, 33(1): 87-91.

[45] 张立极, 潘根兴, 张旭辉, 李恋卿, 郑经伟, 郑聚峰, 俞欣妍, 王家芳. 大气 CO_2浓度和温度升高对水稻植株碳氮吸收及分配的影响. 土壤, 2015, 47(1): 26-32.

[46] 许振柱, 周广胜, 王玉辉. 干旱和复水对羊草碳氮分配的影响. 气象与环境学报, 2007, 23(3): 65-71.

[47] Silla F, Escudero A. Coupling N cycling and N productivity in relation to seasonal stress in *Quercus* pyrenaica Willd. saplings. Plant and Soil, 2006, 282(1/2): 301-311.